© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

# Historische Grundlagen des Biogenetischen Grundgesetzes

I. MÜLLER

**Abstract**

Historical Background of the Biogenetic Law.

The question in which way the "biogenetische Grundgesetz" of Ernst HAECKEL implies ideas of preformation and natural philosophy was studied by means of so-called forerunners, which formulated similar concepts about the parallelism of individual and phylogenetic development. Moreover the speculative foundation of the alleged law is followed up on the basis of objections which were raised by HAECKELS contemporary critics. The result is that the theory of recapitulation even though it remained unprovable by facts of observation still and all was significant for the history of science because the manifold trials of verifying and falsifying gave rise to many discoveries and knowledges in embryonic development.

Kaum ein „Gesetz" der Biologie ist so bekannt und zugleich unbewiesen wie das sogenannte „Biogenetische Grundgesetz", das Ernst HAECKEL 1866 dauerhaft mit seinem Namen verband und in der knappen Formel zusammenfaßte: „Die Ontogenesis ist die kurze und schnelle Recapitulation der Phylogenesis, bedingt durch die physiologischen Functionen der Vererbung (Fortpflanzung) und Anpassung (Ernährung) (HAECKEL 1866b: 300)".[1]

HAECKEL betrachtete diesen „fundamentalen Satz" als einen der wichtigsten und unwiderleglichsten Beweise der Deszendenztheorie (HAECKEL 1873: 276). Die Gleichung zwischen Individual- und Stammesentwicklung, die der Schöpfer der Deszendenztheorie, Charles DARWIN (1809-1882), selbst noch „auf lange hinaus oder für immer" als unbeweisbar betrachtet hatte, „weil sich die geologische Urkunde nicht weit genug rückwärts erstreckt" (DARWIN 1872: 526), erklärte Ernst HAECKEL (1834-1919) kurzerhand zur Gewißheit. Obwohl DARWIN die Embryologie zu seinem „Lieblingsstückchen" rechnete (DARWIN 1887: 238) und er rückblickend ein-

**Stapfia 56, zugleich Kataloge des OÖ. Landesmuseums, Neue Folge Nr. 131 (1998), 119-130**

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

gestand, daß Fritz MÜLLER und Ernst HAECKEL den Ruhm ernteten für etwas, was er bereits selbst, aber nicht lang genug erörtert hatte (DARWIN 1887: 79), schätzte er den Wert des Gesetzes gering und wollte die Anwendung nur für jene Fälle gelten lassen, in denen eine „alte Form in ihrem Larvenzustand irgend einer speciellen Lebensweise" weder angepaßt noch durch Vererbung verwischt wurde (DARWIN 1872: 525f.). Nur sehr unbestimmt räumte DARWIN die Möglichkeit ein, daß „der Bau des Embryo uns im Allgemeinen mehr oder weniger deutlich den Bau ihrer alten, noch wenig modificirten Stammform überliefert, ... der Embryo (also) als ein mehr oder weniger verblichenes Bild der gemeinsamen Stammform ... aller Glieder derselben grossen Thierclasse vorzustellen ist" (DARWIN 1872: 525f.).

Verantwortlich für das Unbehagen, das das kausale Verhältnis zwischen der Embryoentwicklung und der Tierreihe bei vielen Naturwissenschaftlern, trotz aller Faszination der Stammbaumkonstruktionen, auslöste und das schon sehr bald in scharfe Kritik und Ablehnung umschlug, dürften die naturphilosophischen Implikationen gewesen sein, die das Evolutionsmodell für geistreiche Spekulationen statt Tatsachenbeobachtung anfällig machten.

Nicht zuletzt HAECKEL selbst hatte auf OKEN, GOETHE, TREVIRANUS, MECKEL und von BAER als Wegbereiter seines Gesetzes verwiesen (HAECKEL 1866b: 7-15), und damit die Romantische Naturforschung als eine wesentliche Inspirationsquelle angeführt. Zentrale Ideen dieser Epoche wie die Einheit der Natur oder die Vorstellung der Natur als großer Organismus, dessen Einzelglieder durch eine enge innere Verwandtschaft miteinander verbunden sind, die Idee der graduellen Vollkommenheit der Lebewesen, schließlich die Idee der stufenweisen Entwicklung von niedriger zur höherer Organisation sind Annahmen, mit denen auch HAECKEL nicht sparte (HAECKEL 1866b: 425ff., 429ff.). Die „Rückkehr zur denkenden Naturbetrachtung" hielt HAECKEL sogar für erstrebenswert, wenn er als letzte und höchste Stufe der Erkenntnis in seinem Handbuch der Morphologie definierte: „Alle wahre Naturwissenschaft ist Philosophie und alle wahre Philosophie ist Naturwissenschaft. Alle wahre Wissenschaft aber ist in diesem Sinne Naturphilosophie" (HAECKEL 1866a: 67ff.).

Die Genese von HAECKELS Ideen reicht indes noch weiter zurück. Das spezifische Schluß- und Interpretationsverfahren, dessen sich HAECKEL bei seiner Interpretation der Natur- und Menschengeschichte bediente, ist das seit der Antike angewandte Analogieverfahren, das Aufsuchen von Entsprechungen bestimmter Formen, Funktionen und Strukturen, das den (keineswegs zuverlässigen) Induktionsschluß vom Bekannten auf das Unbekannte erlaubt[2]. Wie bereits John Arnold KLEINSORGE (1900) gezeigt hat, ist die Parallelisierung der Gesamt- und Individualentwicklung der Menschheit ein beliebter Topos, der in immer anderen Modifikationen schon in der patristischen Literatur auftaucht. Besonders im Zusammenhang mit der Periodisierung der nach göttlichem Plan ablaufenden Heilsgeschichte von der Erschaffung der Welt bis zu ihrer Vollendung wurde er gerne benutzt und in der Neuzeit auch auf die weltliche Geschichte übertragen. Nach Ansicht des frühchristlichen Theologen Clemens von ALEXANDRIA (2. Jahrhundert nach Christus) durchläuft die Menschheit gemäß dem Erziehungsplan Gottes dieselben Stufen des Glaubens, der Erkenntnis, Liebe und Gottesähnlichkeit, die der Einzelne durch Erziehung auf dem Weg zur vollendeten Tugendhaftigkeit durchschreiten muß; der Idee nach muß der Einzelne also die Gesamtentwicklung rekapitulieren. Noch deutlicher analogisierte der lateinische Kirchenvater AUGUSTIN (354-430) die Weltgeschichte und Lebensstufen des Menschen, wenn er innerhalb der Heilsgeschichte die Epoche von Adam bis Noah mit dem Kindesalter, die Epoche bis Abraham mit der Knabenzeit, die Epoche bis David und bis zur babylonischen Gefangenschaft mit dem Jünglingsalter, die nächste Periode bis zu Christi Geburt mit dem Mannesalter und schließlich die Zeit bis zum Jüngsten Gericht mit dem Greisenalter parallelisierte (AUGUSTINUS, Lib. XVI, cap. 24, 43).

Im Zeitalter der Aufklärung trat die Idee von der wechselseitigen Erhellung der Physiologie und Historie in säkularisierter Form erneut in Erscheinung. So knüpfte 1780 Gotthold Ephraim LESSING (1729-1781), wahrscheinlich von Clemens von ALEXANDRIA

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

beeinflußt, an die Vorstellung an, daß der Vervollkommnungsprozeß der Menschheit im Großen, seine Entsprechung in der Vervollkommnung des Individuums im Kleinen habe. Er verdeutlichte das Verhältnis mit dem Bild des mechanischen Räderwerkes, dessen Gesamtgeschwindigkeit aus den Umdrehungsgeschwindigkeiten der Einzelräder resultiert: „Wenn es nun gar so gut als ausgemacht wäre, daß das große langsame Rad, welches das Geschlecht seiner Vollkommenheit näher bringt, nur durch kleinere schnellere Räder in Bewegung gesetzt wurde, deren jedes sein Einzelnes eben dahin liefert? (§92) – Nicht anders! Eben die Bahn, auf welcher das Geschlecht zu seiner Vollkommenheit gelangt, muß jeder einzelne Mensch (der früher, der später) erst durchlaufen haben (LESSING 1780: §93)".

Einem ähnlichen Geschichtsoptimimus näherte sich auch Johann Gottfried HERDER (1744-1803) in seiner philosophischen Universalgeschichte, in der er sich vor allem mit dem Verhältnis der Menschheitsentwicklung zur Persönlichkeitsentfaltung beschäftigte (HERDER 1784-1791). HERDER betrachtet die gesamte Naturordnung als einen, sich stufenweise vervollkommnenden Organismus, der sich von der anorganischen Materie über die Pflanzenwelt und das Tierreich bis hin zum Menschen ausbreitet. An der Spitze der, den göttlichen Plan offenbarenden Naturschöpfung steht der Mensch als „Krone der Organisation", als „Mikroskosmos" oder als ein Kompendium der Welt und „Inbegriff der Erdenschöpfung". Aus der Prämisse, daß sämtliche Geschöpfe der Erde als unendliche Variationen eines Prototyps oder „Hauptplasma" in unterschiedlichen Gradationen vom niedrigsten bis zum höchsten Lebewesen erscheinen[3], ergibt sich, daß alles mit allem in Beziehung steht und sich überall Ähnlichkeiten aufdecken lassen. Die wichtigsten Methoden, um die Gradationen und Variationen aufzuspüren, sind daher für HERDER „Erfahrung und Analogien der Natur" (BOLLACHER 1989: 16). Sie liefern den Leitfaden der vergleichenden Anatomie, ermöglichen das Ähnliche vom Unähnlichen zu unterscheiden und erlauben, „daß unser Geist dem durchdenkenden vielumfassenden Verstande Gottes nachzudenken wage" (BOLLACHER 1989: 75). Aus den vielfältigen Beziehungen, die sich aus dem Vergleich des tierischen Bauplans und der menschlichen Organisation ergeben, resumierte HERDER, könnte man den kühnen Schluß ziehen, die dem Menschen nahen Tierarten seien nur „gebrochene und durch katoptrische Spiegel auseinander geworfene Strahlen seines Bildes" (BOLLACHER 1989: 74). Anhaltspunkte dafür, daß HERDER in dieser Analogie auch an eine realgenetische Verwandtschaft der Organismen gedacht hat, fehlen und liegen außerhalb seines Erkenntnisziels. Die Idee der genetischen Verwandtschaft der Gattungen hielt schon der Königsberger Philosoph Immanuel KANT (1724-1804) in seiner kritischen Rezension von HERDERS Werk für „so ungeheuer ..., daß die Vernunft vor ihnen zurückbebt" (KANT 1784/1971: 779-797). Die Ähnlichkeiten ergaben sich vielmehr folgerichtig aus der angenommenen Mannigfaltigkeit; je mehr diese zunahm, um so mehr verwischten sich die Unterschiede.

Nach HERDERS Konzept wurde der so vorgestellte Naturprozess von drei Grundkräften, Elastizität, Irritabilität und Sensiblität gesteuert, die wie die drei Naturreiche ebenfalls eine aufsteigende Reihe bilden und in gegenseitiger Kompensation die verschiedenen Entwicklungszustände im Bereich des Lebendigen bewirkten (BOLLACHER 1989: 86ff.). Wie Wolfgang PROSS überzeugend dargelegt hat (PROSS 1994), sind für HERDER die drei organischen Kräfte nur verschiedene Ausprägungen, graduelle Modifikationen oder Transformationen einer einzigen Kraft, die sich in allen möglichen Lebensformen innerhalb der aufsteigenden Reihe der Naturkörper entfaltet, bis die Spitze der scala naturae erreicht ist, wobei ein steter Ausgleich zwischen destruktiven und erhaltenden Kräften stattfinden mußte, um den Fortbestand der Natur zu garantieren.

Während KANT die Idee der organischen Kräfte für die beobachtende Naturlehre als schädlich ansah, weil sie „offenbar alle menschliche Vernunft (übersteigt), sie mag nun am physiologischen Leitfaden oder metaphysischen fliegen wollen" (KANT 1784/1971: 793), inspirierten HERDERS philosophischen Spekulationen den Anatom, Zoologen und Botaniker Carl Friedrich KIELMEYER (1765-1844) zur physiologischen Betrachtung des

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Vervollkommnungsprinzips (vgl. KANZ 1993: 38ff.). KIELMEYER hatte „die Verhältniße der organischen Kräfte unter einander in der Reihe der verschiedenen Organisationen" (so der Titel seiner berühmten akademischen Rede aus dem Jahre 1793) zum Programm seiner Untersuchungen gemacht und abweichend von HERDER nicht nur drei, sondern fünf verschiedene Kräfte angenommen, die der Tierreihe inhärent sind: Er unterschied Sensibilität (Empfindungsfähigkeit), Irritabilität (Fähigkeit, auf Reize mit Bewegung zu reagieren, der Begriff enthält HERDERS Elastizität), Reproduktionskraft (Fähigkeit zur Nachbildung sich selbst ähnlicher Wesen), Sekretionskraft (Fähigkeit zur Absonderung von Materie bestimmter Beschaffenheit) und Propulsionskraft (Fähigkeit zur Flüssigkeitsverteilung). Da Sekretions- und Propulsionskraft nur eine untergeordnete Rolle spielten, reduzierten sich die fünf Kräfte KIELMEYERS allerdings wieder auf drei Grundkräfte wie bei HERDER. Nach KIELMEYERS Vorstellung herrschte unter diesen allgemeinen Kräften in Anlehnung an HERDER eine bestimmte Proportionalität, die sich stufenweise in den Organisationen des Tierreiches ebenso wie in den individuellen Entwicklungsphasen manifestieren sollte. Obwohl sich zwischen HERDERS und KIELMEYERS Natursystem deutliche Parallelen erkennen lassen, so sind die Ähnlichkeiten doch nur scheinbar. Während HERDER sich bemühte, ein einheitlich wirkendes Bauprinzip der Natur zu entdecken und seine spezifische Ausprägung in Abhängigkeit von der Komplexität der Organismen nachzuweisen, interessierten KIELMEYER hauptsächlich die Verhältnisse der Kräfte untereinander innerhalb der verschiedenen Organisationsstufen. Ihn beschäftigte die Erforschung der Gesetzmäßigkeiten, die dem Verteilungsmodus der Kräfteproportionen in der Reihe der verschiedenen Naturkörper zugrundeliegen. Er verglich deshalb die Kräfte untereinander hinsichtlich ihrer Mannigfaltigkeit, dem Ausprägungsgrad und der Wirkungsdauer und leitete daraus eine Art ökonomisches Prinzip der Natur ab, das für die Irritabilität zum Beispiel lautet: „Die Irritabilität nimmt, der Permanenz ihrer Aeusserungen nach geschäzt, zu, wie die Schnelligkeit, Häufigkeit oder Mannigfaltigkeit eben dieser Aeusserungen, und die Mannigfaltigkeit der Empfindungen abnimmt" (vgl. KANZ 1993: 23).

Die Rückbildung einer Kraft wird demnach durch Steigerung einer anderen Kraft kompensiert, oder wie KIELMEYER erläutert: „so kann das Verschwinden der einen als die Ursache des Hervortretens der andern angesehen" werden (vgl. KANZ 1993: 28). Durch Projektion dieser Kräfteproportionen auf die Individualentwicklung gelangte KIELMEYER zu Ideen, die dem biogenetischen Gesetz HAECKELS nahestanden, wenn er feststellte: „...dass eben diese Geseze, nach welchen die Kräfte an die verschiedene(n) Organisationen vertheilt sind, gerade auch die sind, nach denen die Vertheilung der Kräfte an die verschiedene(n) Individuen der nehmlichen Gattung, ja auch an ein und dasselbe Individuum in seinen verschiedene(n) Entwicklungsperioden geschah: auch der Mensch und Vogel sind in ihrem ersten Zustande pflanzenartig, rege ist die Reproductionskraft in ihnen, späterhin hebt sich in dem feuchten Elemente, in dem sie dann lebe, ihre Irritabilität, auch das Herz dieser Thiere ist unzerstöhrlich reizbar, und erst späterhin schließt sich ein Sinn nach dem andern beinahe in eben der Ordnung, wie sie in der Reihe der Organisationen von unten auf zum Vorschein kommen, in ihm auf..." (vgl. KANZ 1993: 36).

Nicht nur die Organe, Individuen und Gattungen sind in ein System von gleichzeitigen und aufeinander folgenden Veränderungen, von wechselweiser Ursache und Wirkung zusammengekettet, sondern die gesamte „Maschine der organischen Welt" sieht KIELMEYER in einem Entwicklungsprozeß begriffen, den er sich nicht mehr in einer geradlinigen Aufwärtsentwicklung vom Niederen zum Höheren, Vollkommeneren, vorstellte wie HERDER, sondern den er mit dem Bild einer „nie in sich kreisenden Parabel" beschreibt (vgl. KANZ 1993: 4-5). Die Figur der Parabel, die KIELMEYER als eine, aus der Überlagerung von Kreisbewegung und unendlicher Progression gewonnene Metapher nicht zufällig einführte, macht die entscheidende Umwandlung des Entwicklungsgedankens deutlich, die KIELMEYER vornahm und ihn eher zum Vorläufer DARWINS als HAECKELS werden ließ: Im Gegensatz zu HERDER orientierte sich demnach bei KIELMEYER die Entwicklungs-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

bewegung nicht mehr an einer statischen Werteskala von unten nach oben, sondern sie durchläuft endlose Zyklen, bewegt von dynamischen Kräfteverhältnissen, die sich proportional zum Radius der Entwicklungskreise verändern müssen, während die Kreismittelpunkte auf der Parabelbahn ins Unendliche fortschreiten.[4] KIELMEYER bekannte sich damit eindeutig zur epigenetischen Interpretation des Entwicklungsprozesses, wie sie Caspar Friedrich WOLFF (1734-1794) 1759 in seiner epochemachenden, gegen die Präformationslehre gerichteten Schrift „Theoria generationis" begründet hatte.[5]

KIELMEYERS Rede übte einen nachhaltigen Einfluß, besonders auf die Naturforscher und Naturphilosophen im Zeitalter der Romantik, aus. SCHELLING übernahm seine Vorstellung der „fortschreitenden Entwicklung der organischen Kräfte in der Reihe der Organisationen" in seine naturphilosophische frühe Schrift „Von der Weltseele" und prophezeite, daß von dieser Rede an „das künftige Zeitalter ohne Zweifel die Epoche einer ganz neuen Naturgeschichte rechnen wird" (SCHELLING 1798: 619).

In SCHELLINGS Gesamtschau und Konstruktion der sich entwickelnden Natur aus der ursprünglichen Einheit von Natur und Geist sind Reproduktion, Irritabilität und Sensibilität die wirksamen Kräfte oder Potenzen, die den drei, in ihrem Vollkommenheitsgrad verschiedenen Stufen der Organismen, Pflanzen, Tier und Menschen entsprechen.

Deutliche Anklänge an die naturphilosophische Interpretation des Entwicklungsgesetzes durch SCHELLING zeigte auch das System der Natur, das Lorenz OKEN (1770-1851) entwarf; OKEN distanzierte sich jedoch von allen vorangegangen Stufenleitermodellen der „Verwandtschaften" (gemeint sind Ähnlichkeiten) der Tiere und stellte sich die Einteilung des Tierreichs als eine dreidimensionale Projektion des menschlichen Organsystems in Ort und Zeit vor: „Was ist das Thierreich anders als der anatomirte Mensch, das Makrozoon des Mikrozoon? In jenem liegt offen und in der schönsten Ordnung auseinander gewikelt, was in diesem, zwar nach derselben schönen Ordnung, in kleine Organe sich gesammelt hat" (OKEN 1805a: 203ff.). Es ist folgerichtig, wenn OKEN die hierarchisch gestufte Leiter durch ein „sterotisches Netz" ersetzte, in dem der Mensch nicht mehr die Spitze einnimmt, sondern die Summe der einzelnen Tierklassen verkörpert und in dem umgekehrt das Tierreich gleichsam den „durchleuchtenden Embryo des Menschen" (OKEN 1806) repräsentiert. Aus der Idee der makro-mikrokosmischen Einheit entwickelte OKEN zahlreiche Parallelen, er verglich nicht nur die verschiedenen Embryonalstadien während der Ausbildung der Sinnesorgane mit verschiedenen Tierklassen, dem Wurm (Gefühlssinn), Insekt (Gesichtssinn), Schnecke (Tastsinn), Vogel (Hörsinn), Fisch (Riechsinn) und Amphibien (Geschmackssinn) (OKEN 1805b: 175-177), sondern analogisierte die embryonale Entwicklung selbst mit der Metamorphose des Polypen zur Pflanze, Wurm, Schnecke, Vogel und Fisch bis hin zum Säugetier (OKEN 1805b: 128). Diese Ideen, unterstützt durch die Ergebnisse der beginnenden embryologischen Forschung, faßte er 1831 in der These zusammen: „Das Tier durchläuft während seiner Entwicklung alle Stufen des Tierreichs. Der Fötus ist eine Darstellung aller Tierklassen in der Zeit. Zuerst ist er ein einfaches Bläschen wie die Infusorien. Dann verdoppelt sich das Bläschen wie bei den Korallen. Es bekommt ein Gefäßsystem wie bei den Quallen. Sodann zeigt sich die Entwicklung des Darms wie bei den Eingeweidewürmern etc. ..." (OKEN 1831: 387). Von der Vorwegnahme biogenetischer Vorstellungen kann auch hier nicht gesprochen werden, Ziel OKENS ist nicht die genetische Ableitung von Entwicklungsstufen, sondern die Bestätigung eines einheitlichen Entwicklungsplanes durch Nachweis von Formähnlichkeiten auf vergleichbaren Entwicklungsstufen.

Ähnliche, naturphilosophisch geprägte Vorstellungen entwickelte fast zeitgleich der Arzt, Zoologe und Freund GOETHES Carl Gustav CARUS (1789-1869) über die Geschichte des Tierreichs, das für ihn „nur die in Raum und Zeit auseinandergelegte Idee der Thierheit" vergegenwärtigte, so daß „in jeder einzelnen Gattung, ja Art des Thierreichs eine gewisse Seite, eine gewisse Eigenthümlichkeit der Thierheit mit besonderer Entschiedenheit hervortritt". Für die Klassifikation des Tierreichs forderte er deshalb, die Entwicklungsgeschichte zu berücksichtigen,

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

„insofern die verschiedenen Perioden eines solchen individuellen Lebens in vieler Hinsicht die einzelnen niedrigern Formationen anderer Geschöpfe wiederholen" (CARUS 1834: 18, 782). Die Rekapitulation, die CARUS hier andeutete, hatte allerdings nur idealgenetische Bedeutung, CARUS selbst bezweifelte an anderer Stelle, „daß z. B. der menschliche Fötus zuerst etwa als ausgebildete Molluske, dann als vollkommener Fisch, dann als Amphibium u. s. w. erscheinen könne" (CARUS 1814: 262). Er betonte vielmehr, daß der Mensch „in den verschiedenen Perioden seiner Bildung **der Idee nach** die verschiedenen Entwicklungsstufen der Tierwelt wieder durchlaufe" (CARUS 1814: 2).

Im Gegensatz zu CARUS betrachtete der vergleichende Anatom Johann Friedrich MECKEL (1781-1833), der als der eigentliche Wegbereiter des biogenetischen Gesetzes gilt, die Rekapitulationsthese als biologische Tatsache[6] und widmete ihrer Untersuchung den Hauptteil seines Werkes. MECKEL griff zwar KIELMEYERS Ideen auf, als vergleichender Anatom schenkte er jedoch den Formbildungsprozessen größere Beachtung als den Wirkursachen und ersetzte KIELMEYERS Prinzip der organischen Kräfte durch das der Formähnlichkeit; an die Stelle der vegetativen Kräfte trat das Stadium der Pflanze, anstelle der Reizbarkeit das Stadium des Wurmes, etc. So erscheint nach MECKELS Beobachtungen im Embryonalzustand das Gefäßsystem zunächst in der Gefäßanordnung der Medusen und Würmer, in den weiteren Entwicklungsstadien nimmt das Herz vorübergehend die Gestalt des entsprechenden Organs bei den Crustaceen, Mollusken, Fischen und Reptilien an, ehe es seine endgültige Ausprägung erfährt. Weitere Belege für ähnliche Bildungsgesetze erbrachte er für das Nervensystem, den Darmkanal, die Genitalien, das Harnsystem, die Thymus, das Knochensystem und die äußere Form des Embryo und gelangte zu dem Resultat, „daß die Organismen, mit welchen der Embryo zu vergleichen ist, desto niedriger sind, je früher die Vergleichung angestellt wird, daß also der Embryo von den niedrigsten Bildungen an bis zum vollkommnen Zustande allmählig immer höhere Formen durchläuft" (MECKEL 1811, 1815: 51-59). Wesentliche Anregungen zum Nachweis dieses Parallelismus dürfte MECKEL aus seiner Beschäftigung mit der Epigenesislehre des schon genannten Caspar Friedrich WOLFF gewonnen haben, dessen zweites Meisterwerk (vgl. Anm. 5) „De formatione intestinorum... embryonis gallinacei..." (WOLFF 1768/69) MECKEL ins Deutsche übersetzt hatte (WOLFF 1812). Es erschien zeitgleich mit seinem Handbuch der pathologischen Anatomie 1812[7], in dem MECKEL das umfangreiche Beweismaterial für die Wiederholung der Tierreihe in den verschiedenen Stadien der embryonalen Entwicklung für alle Organsysteme zusammengetragen hatte.

Wenngleich MECKELS Parallelisierung der Gesamtentwicklung der Tierreihe mit der Embryogenese wie eine Vorwegnahme evolutionistischer Gedanken klingt, so zeigen doch die Ziele, die MECKEL mit der Anwendung dieses allgemeinen Bildungsgesetzes verfolgte, daß die Voraussetzungen für MECKELS Gleichung zwischen der Embryonalentwicklung und Tierreihe andere waren als die der Abstammungslehre DARWINS. MECKEL diente das Bildungsprinzip vorrangig zum Nachweis der Einheit in der Mannigfaltigkeit und Reduktion der Mannigfaltigkeit der organischen Formen auf einen einheitlichen Bauplan (MECKEL 1821: 6ff.). Denn MECKEL als vergleichender Anatom und Anhänger der Typenlehre CUVIERS war überzeugt, daß in dem Parallelismus zwischen Ontogenie und Aufeinanderfolge der Tiere die Existenz eines einheitlichen Bildungstypus zum Vorschein kam. Aus der Ähnlichkeit der Organe oder Organsysteme wie Nerven-, Muskel- oder Knochensystems in unterschiedlichen Organisationsstufen, oder Ähnlichkeiten im Bau der Körper (Vorherrschen der Längendimension, strahlige, verzweigte, verflochtene Strukturen, etc.) zog er daher den Schluß, daß „wesentlich allen organischen und zunächst thierischen Bildungen ein Typus zum Grunde liegt, wovon sie nur Abänderungen sind... So ist auch der ganze Körper wesentlich überall nach demselben Typus gebildet, und man kann durch Verlängerung, Verkürzung, Veränderung der Richtung nicht nur die Gestalt der einander näher stehenden Thiere einer grossen Abtheilung... aufeinander zurückführen, sondern dieselbe Korrespondenz, wenngleich weniger deutlich auch zwischen den verschie-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

denen Typen nachweisen. Die Aehnlichkeit wird nur durch das wechselseitige Zurücksinken und stärkere Hervortreten von Theilen in den verschiednen Organismen verborgen, nie aber ganz aufgehoben" (MECKEL 1821: 351, 374). MECKEL sah sich deshalb eher bestätigt als widersprochen, als Johann Nepomuk FEILER (1768-1822) gegen die Parallelismuslehre einwand (FEILER 1820: 17ff.), daß in jedem Keim schon die Anlage zu dem späteren vollkommenen Organismus enthalten sei. Nach FEILERS Ansicht war es deshalb von vornherein ausgeschlossen, daß der menschliche Embryo jemals auf einem Embryonalstadium einer niederen Tierart beharrte. Indem MECKEL FEILER grundsätzlich zustimmte und das Auftreten niedriger Bildungsstufen in der Embryonalentwicklung höherer Organismen nur für eine Frage der Erfahrung im Nachweis dieser Parallelen hielt, zeigte sich MECKEL eher als ein Anhänger präformistischer Lehren und kaum als Verkünder evolutionistischer Gedanken.

Dasselbe Ziel, die Bildungsgesetze für die Mannigfaltigkeit der Organismen zu vereinheitlichen, verfolgte MECKEL mit seiner Theorie der Mißbildung, die dem Versuch diente, Entwicklungsanomalien als normale Entwicklungsstufen zu betrachten und entsprechend zu erklären. Überzeugt, daß „die Natur nicht ins Unendliche spielt und es selbst in den Mißbildungen eine Stufenfolge und natürliche Ordnung gibt" (MECKEL 1821: 12), wies MECKEL nach, daß die größte Zahl der Mißbildungen als Analogien regelmäßiger Tierbildungen aufzufassen und der Grund der Bildungsabweichungen in dem Stehenbleiben auf einer früheren Bildungsstufe zu suchen sei (MECKEL 1821: 467ff.). Die Theorie der Hemmungsbildung erlaubte MECKEL, nicht nur die regulären und regelwidrigen Entwicklungsvorgänge auf ein einheitliches Prinzip zurückzuführen, sondern sie schuf auch die Voraussetzungen, um Häufigkeit und Lage der Abweichungen plausibel zu machen.

MECKELS Begründungen der einheitsstiftenden Gesetze blieben allerdings ebenso unbestimmt wie unbefriedigend. Er sah eine „Identität der Kraft, die alle tierischen Bildungen hervorruft und beseelt", am Werk und zweifelte nicht, daß der allgemeine Bildungstypus, auch wenn die Produkte dieser nicht näher bezeichneten Kraft bedeutend abgeändert werden, dennoch immer erkennbar bleibt (MECKEL 1821: 474). Die Möglichkeit einer Vererbung räumte MECKEL zwar ein, doch er sah in ihr lediglich einen Garant dafür, daß die Vervielfältigung der Formen nicht ins Unendliche gesteigert, vielmehr die Reduktion der vorhandenen Formen aufeinander erleichtert wird (MECKEL 1821: 474).

Wie die Hemmungstheorie MECKELS deutlich zeigt, waren MECKELS Betrachtungen über das Wesen der Ontogenese weit entfernt von evolutionstheoretischen Überlegungen im Sinne DARWINS. MECKELS Identitätsregel setzten vielmehr, ähnlich wie bei CARUS und OKEN, die Annahme eines einheitlichen Ordnungsprinzips voraus, das sich in der Hierarchie der Stufenleiter der Organismen verwirklicht. Mit dieser Vorstellung einer Rangordnung von Seinsqualitäten war auch die Hemmungstheorie unlösbar verknüpft: was auf einer unteren Stufe verharrte, war gewissermaßen gehindert, höhere Formen des Seins zu erreichen.

MECKELS Behauptung, der Mensch durchlaufe in seiner Entwicklung die verschiedenen höheren Tierformen, erfuhr die heftigste Kritik durch den Zoologen und Embryologen Karl Ernst von BAER (1792-1876), der 1827 das Säugetierei entdeckt (BAER 1827; vgl. SARTON 1931: 315-330) und damit nicht nur die uralte Frage nach dem Ausgangsstoff der Embryonalentwicklung geklärt hatte, sondern auch die Grundlage der modernen embryologischen Forschung schuf (vgl. STÖLZLE 1897: 247ff.; RAIKOV 1968).[8] Überdies hatte BAER, aufbauend auf den Studien Heinrich Christian PANDERS (1794-1865) eine allgemeine Keimblätterheorie aufgestellt, wonach sich bestimmte Organsysteme von definierten Zellschichten des Keimlings ableiten lassen. Aufgrund dieser Theorie wurde es möglich, die Formbildung im Tierreich auf ein gesetzmäßiges, in allen Tiergruppen wiederkehrendes Entwicklungsprinzip zurückzuführen. Aus dieser Kenntnis der Embryogenese stellte BAER das allgemeine Gesetz auf, daß die Entwicklung generell vom weniger Differenzierten und Allgemeineren zum Differenzierten und Besonderen verläuft (BAER 1828: 224). Nach BAERS Beobachtungen treten demnach in der Embryonalentwicklung immer zuerst die allgemeinen Merk-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

male des Typus hervor (z. B. der Wirbeltiere, der Würmer oder Mollusken), ehe sich die Merkmale der Klasse, Ordnung oder Art zeigten. Im Gegensatz zu MECKELS Parallelisierungsmodell konnten zum Beispiel nach BAERS Vorstellungen die wesentlichen Eigenschaften der Fische, die den Fisch zum Fisch machen wie die Atmung durch die Kiemen, die Schwanz- und Afterflosse, oder die Fortbewegung durch das Schlagen des ganzen Leibes niemals im Embryo der Säugetiere und Vögel vorkommen, weil sie nicht zu ihrem allgemeinen Typus gehörten. Grundsätzlich durchlief nach BAERS Auffassung die Entwicklung eines Individuums niemals die gesamte Tierreihe, sondern alle Tiere bildeten sich aus einer unbestimmten Grundform oder einem Grundtypus zu differenzierteren Formen aus. Insgesamt unterschied BAER vier Entwicklungstypen: bilateralsymmetrisch, zentralsymmetrisch, spiralgestaltig, radial. Ihnen entsprachen vier Hauptgruppen des Tierreichs mit gemeinsamem Bauplan: die Wirbel-, Glieder-, Weich- und Strahlentiere. Mit dieser Einteilung des Tierreichs war MECKELS Reduktionsgesetz nicht mehr vereinbar, weil ein Embryo der höheren Tierform niemals dem Erwachsenen eines anderen Typus, sondern allenfalls dem undifferenzierten Embryo gleich sein kann. Während also BAER behauptete, daß die Embryonen verschiedener Tiere einander nur dann ähnlich sind, wenn sie demselben Entwicklungsplan folgen, vertrat MECKEL den Standpunkt, daß der Embryo jedes höheren Tieres während der Ontogenese durch die entwickelten Formen der niederen Tiere hindurchgeht. Die beiden Theorien unterschieden sich demnach in einem wesentlichen Punkt: BAER verglich die Embryonen untereinander, wohingegen MECKEL Embryonen mit entwickelten Formen parallelisierte.

Obwohl BAER MECKELS Theorie der Biogenese heftig attackierte,[9] wurde er häufig bis hin zu DARWIN selbst (DARWIN 1872: 514f.)[10] als eigentlicher Schöpfer dieser Theorie zitiert (vgl. RADL 1909: 264). Das Mißverständnis ist um so bemerkenswerter, als sich BAER der Lehre DARWINS gegenüber immer kritisch verhalten hat.[11] Im letzten Lebensjahr resumierte BAER in einem Brief an HAECKEL seine Position gegenüber der modernen Evolutionstheorie, die seine Distanz deutlich erkennen läßt: „Dankbar muß ich dafür sein, wenn man mir zugibt, daß ich denkend die mir bekannt gewordene Entwickelung, insbesondere der Wirbelthiere, überschaut habe. Auch habe ich nie in Zweifel ziehen können, daß die Reihenfolge des Auftretens der verschiedenen Organismen eine Entwickelung sein müsse. Dennoch habe ich der Ausbildung des Darwinismus, wie sie bis jetzt erschienen ist, nicht ganz zustimmen können, weil mir vor allen Dingen zu viel Willkür dabei zu herrschen scheint; auch habe ich niemals mich überwinden können dieser Entwickelung ein Ziel abzusprechen, wodurch der Charakter der Entwickelung verloren gienge, und der ganze Vorgang nur ein Erfolg einer Menge Wirsamkeiten sein würde...".[12]

DARWIN hat die Bedeutung der embryologischen Forschungen für die Erkenntnis der Evolution der ausgestorbenen Vorfahren rezenter Tiere hoch eingeschätzt und darauf hingewiesen, daß die Ähnlichkeit der embryonalen Form von Tieren, die im erwachsenen Zustand sich voneinander unterscheiden, ein wertvoller Hinweis auf die gemeinsame Abstammung sein kann (DARWIN 1872: 526). Er betonte aber auch, daß Unähnlichkeit in der Embryonalentwicklung noch keinen Beweis für eine verschiedene Abstammung liefert, weil Entwicklungsstadien unterdrückt oder durch Anpassung an neue Lebensweisen stark modifiziert werden können (DARWIN 1872: 525). Mit dieser Feststellung nahm DARWIN bereits die Erkenntnis jener Einflüsse auf die Abfolge der Rekapitulation vorweg, die HAECKEL wenig später in dem Begriff der Zänogenese zusammenfaßte.

Die erste deutliche Formulierung des Rekapitulationsgesetzes im Rahmen der Evolutionstheorie findet sich in der kleinen Abhandlung „Für DARWIN", in der Fritz MÜLLER 1864 anhand von Beispielen aus der Larvenentwicklung der Krebse die Verallgemeinerungen zwischen embryonaler Entwicklung und Höhe der Organisation der erwachsenen Tiere erläuterte: „In der kurzen Frist weniger Wochen und Monde führen die wechselnden Formen der Embryonen und Larven ein mehr oder minder vollständiges, mehr oder minder treues Bild der Wandlungen an uns vorüber, durch welche die Art im Laufe ungezählter Jahrtausende zu ihrem gegenwärtigen Stande

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

sich emporgerungen hat. Die Urgeschichte der Art wird in ihrer Entwicklungsgeschichte um so vollständiger erhalten sein, je länger die Reihe der Jugendzustände ist, die sie gleichmässigen Schrittes durchläuft, und um so treuer, je weniger sich die Lebensweise der Jungen von der Alten entfernt" (MÜLLER 1864).

MÜLLER, der unbedenklich die einzelnen Larvenstadien als Etappen der Stammesentwicklung auffaßte, stellte fest, daß Merkmale während der Phylogenese entweder durch Veränderungen irgendeiner ontogenetischen Entwicklungsstufe oder durch Hinzukommen neuer Stadien zur unveränderten Ontogenese der Vorfahren auftreten. Ernst HAECKEL, den die aus diesen Prämissen gewonnenen Ableitungen für die Crustaceen- und Insekten-Embryogenese unmittelbar überzeugten, formte die Rekapitulationstheorie MÜLLERS zu dem populäreren „Biogenetischen Grundgesetz" um, das sich schon bald als wichtigstes heuristisches Prinzip für die eigenen Stammbaumkonstruktionen erweisen sollte (HAECKEL 1866). In welchem Maße HAECKELS Denken von den Ideen der Naturphilosophie geprägt waren, zeigt die Wahl des Terminus Palingenese, mit dem er die Wiederholungen der phylogenetischen Formveränderungen in der Ontogenese bezeichnete.[13] Er griff damit bewußt oder unbewußt einen Ausdruck auf, der seinen Ursprung in christlich-eschatologischen Vorstellungen ebenso wie im naturphilosophischen Gedankengut hatte. Er verstand darunter die Erscheinungen in der individuellen Entwicklungsgeschichte, die von den fernen Vorfahren vererbt werden, im Gegensatz zur Zänogenese oder keimesgeschichtlichen Störungen, d. h. jenen Vorgängen, die erst später durch Anpassung der Keime oder Jugendformen an bestimmte Bedingungen der Keimesentwicklung hinzukamen; als „fremde Zutaten", die sich größtenteils auf örtliche (Heterotopien) und zeitliche Verschiebungen (Heterochronien) zurückführen ließen (HAECKEL 1903), erlaubten die zänogenetischen Veränderungen jedoch keinen unmittelbaren Rückschluß auf entsprechende Vorgänge in der Stammesgeschichte der Ahnenreihe.

Während für HAECKEL die Rekapitulationstheorie in erster Linie ein methodisches Mittel zur Rekonstruktion der Phylogenese der Tiere war, versuchte der russische Zoologe A. N. SEWERTZOFF (1866-1936) die biologische Bedeutung der palingenetischen Veränderungen aufzuklären und die gesetzmäßigen Beziehungen zwischen Ontogenese und Phylogenese, die die Rekapitulationstheorie HAECKELS unbewiesen voraussetzte, zu verifizieren (SEWERTZOFF 1931: 246ff.). Ausgehend von den Gedanken Fritz MÜLLERS, daß die progressiven phylogenetischen Veränderungen der Organe erwachsener Tiere eine Funktion ihrer Ontogenese sind,[14] entwarf SEWERTZOFF eine Theorie der „Phylembryogenese", die die verschiedenen Modi phylogenetischer Veränderungen der erwachsenen Organe erklären sollte. Er unterschied in der Entwicklungsgeschichte drei verschiedene Modi: Anabolie (Addition der Endstadien), Deviation (Abirren auf mittleren Stadien der Morphogenese) und Archallaxis (Abänderung der ersten Anlagen) und demonstrierte, daß mittels Anabolie die langsame Umbildung alter Organe geschieht und Archallaxis zur Neuentstehung der Organe führt, während Deviation nur die Rekapitulation der embryonalen Merkmale der Vorfahren bewirkt (SWERTZOFF 1931: 306-308). Insgesamt ergab die sorgfältige Untersuchung der verschiedenen Entwicklungstypen, daß das Gesetz der Rekapitulation keine Allgemeingültigkeit besitzt, sondern nur für Organe zutrifft, die sich mittels Anabolie entwickelt haben.

SEWERTZOFF war nur einer der vielen zeitgenössischen Forscher, die sich mit den Grundlagen des biogenetischen Gesetzes befaßten und generell in zwei Lager spalteten: während die einen enthusiastisch zustimmten, bekämpften andere HAECKELS Rekapitulationstheorie mit heftiger Polemik. Die Kritik kam nicht nur von seiten der Gegner der Evolutionstheorie überhaupt, sondern auch die Vereinfachung der Fakten und die Methode, die angeblich kausale Beziehungen herstellte, obwohl nur verglichen wurde, forderte zum Widerspruch heraus. Während HURST (1893), MORGAN (1903) oder SEWERTZOFF lediglich eine Präzisierung der Regel und Einschränkung der Verallgemeinerung forderten, lehnte Carl GEGENBAUR (1826-1903), einer der herausragendsten vergleichenden Anatomen der Zeit, in seiner polemischen Auseinandersetzung mit Anton DOHRN (1840-1909) über das

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Kopfproblem die embryologische Untersuchungsmethode wegen der zänogenetischen Prozesse generell als unbrauchbar ab und wollte nur die vergleichend-anatomische Untersuchung der erwachsenen Tiere gelten lassen (GEGENBAUR 1888). Franz Karl Julius KEIBEL (1861-1929), der die Heterochronien nach HAECKELS Gesetz untersuchte, verwarf die Rekapitulationstheorie wegen der großen Zahl von Verschiebungen, die eine Rekonstruktion der einzelnen Stadien der phylogenetischen Entwicklung nach seinem Urteil unmöglich machten (KEIBEL 1898).

Erhebliche Einwände erhob auch HAECKELS Schüler, Oskar HERTWIG (1849-1922), der seit 1898 wiederholt das biogenetische Grundgesetz attackierte. Er sah vom Standpunkt der Vererbungslehre aus unauflösbare Widersprüche zwischen den Ergebnissen der Embryologie bzw. Zellforschung und der Rekapitulationsthese: Wenn jede Eizelle als Träger spezifischer Artunterschiede die Anlage für eine bestimmte Organisationsart besitzt, wenn sie also bereits alle Stammes-, Klassen-, Ordnungs-, Familien- und weiteren Merkmale aufweist, die nur mikroskopisch nicht sichtbar sind, dann kann die Eizelle einer heute lebenden Tierart nach seiner Ansicht nicht als die Wiederholung des Anfangsstadiums der unendlichen Ahnenreihe bezeichnet werden. Eine derartige Behauptung anzuerkennen, hieße nach HERTWIGS Urteil ein Rückfall in die Epoche der Präformationstheorie, nach der sämtliche Organteile bereits vorgebildet im Keim vorhanden sind (HERTWIG 1898).[15] HERTWIG schlug daher vor, das biogenetische Grundgesetz in ein „ontogenetischen Kausalgesetz" zu verwandeln und zwei Entwicklungsreihen zu unterscheiden. Die eine betrifft die Entwicklung der Artzelle von der einfacheren zur komplizierteren Organisation, die andere umfaßt den ontogenetischen Zyklus vom Ei bis zum ausgebildeten Individuum. Beide Entwicklungsreihen standen nach HERTWIGS Ansicht in kausalem Abhängigkeitsverhältnis und zeigten vollständigen Parallelismus zueinander. Für die exakte wissenschaftliche Erforschung zugänglich hielt HERTWIG allein die zweite Entwicklungsreihe. Die historische Entwicklung in der Abfolge der einzelnen Ontogenien hingegen kann nur untersucht werden, soweit sie sich in der Gegenwart abspielt (Studium der Variabilität, Vererbung erworbener Eigenschaften, künstliche Neubildung von Formen durch Bastardierung). Sämtliche Aussagen darüber hinaus sind für ihn lediglich Hypothesen, „durch welche wissenschaftliche Phantasie das Dunkel der Vorzeit zu erhellen sucht".

Wenngleich diese Beispiele nur einige von vielen Kritikern HAECKELS wiedergegeben haben, die am Ausgang des 19. Jahrhunderts das biogenetische Grundgesetz in einer Weise modifzierten, die vielfach einer Aufhebung gleichkam, so bleibt dennoch festzustellen, daß sich die Rekapitulationstheorie als eine fruchtbare Hypothese erwiesen hat, die auf dem Wege des Versuchs ihrer Verifizierung oder Falsifizierung zu zahlreichen Entdeckungen und Erkenntnissen in der Embryonalentwicklung geführt hat, unabhängig davon, ob die Voraussetzungen immer zutrafen oder nicht.

## Zusammenfassung

**Die naturphilosophischen Implikationen und präformistischen Ideen des biogenetischen Grundgesetzes von Ernst HAECKEL werden anhand sogenannter Vorläufer, die ähnliche Vorstellungen über den Parallelismus der Individual- und Stammesentwicklung aussprachen, untersucht. Weiterhin wird die spekulative Grundlage des angeblichen Gesetzes aufgrund der Einwände, die zeitgenössische Kritiker HACKELS vorbrachten, verfolgt. Es wird festgestellt, daß die Rekapitulationsthese, obwohl sie zwar mit Beobachtungsdaten unbeweisbar blieb, wissenschaftshistorisch dennoch bedeutsam war, indem die mannigfachen Versuche ihrer Verifikation oder Falsifikation zahlreiche Entdeckungen und Erkenntnisse in der Embryonalentwicklung provoziert hat.**

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

## Literatur


AUGUSTINUS A. (1978): De civitate dei. — Zürich, 320-354.

BAER K.E. (1876): Über DARWINS Lehre. —In: BAER K.E.: Studien aus dem Gebiete der Naturwissenschafte. St. Petersburg.

BAER K.E. von (1827): De ovi mammalium et hominis genesi. — Leipzig.

BAER K.E. von (1828): Über die Entwickelungsgeschichte der Tiere. Beobachtung und Reflexion. Bd. **1**. — Leipzig.

BOLLACHER M. (Hrsg.) (1989): Johann Gottfried HERDER, Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit. — Frankfurt/Main.

CARUS C.G. (1814): Versuch einer Darstellung des Nervensystems und insbesondere des Gehirns nach ihrer Bedeutung, Entwickelung und Vollendung im thierischen Organismus. — Leipzig.

CARUS C.G. (1834): Lehrbuch der vergleichenden Zootomie. — Leipzig.

COLEMAN W. (1973): Limits of the recapitulation theory. Carl Friedrich KIELMEYER's critique of the presumed parallelism of earth history, ontogeny, and the present order of organisms. — Isis **64**: 341-350.

DARWIN Ch. (1872): Über die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl, 5. Auf. Aus dem Englischen übersetzt von H. G. BRONN. — Stuttgart.

DARWIN F. (Hrsg.) (1887): Leben und Briefe von Charles DARWIN. Aus dem Englischen übersetzt von J. Victor CARUS, Bd. **2**. — Stuttgart.

FEILER J. (1820): Über angeborne menschliche Misbildungen im Allgemeinen und Hermaphroditen insbesondere. — Landshut.

GEGENBAUR C. (1888): Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskelettes. — Morph. Jb. **13**.

HAECKEL E. (1866a): Generelle Morphologie der Organismen. Bd. **1**. — Berlin.

HAECKEL E. (1866b): Generelle Morphologie der Organismen. Bd. **2**. — Berlin.

HAECKEL E. (1872): Die Kalkschwämme. Bd. **1**. — Berlin.

HAECKEL E. (1873): Natürliche Schöpfungsgeschichte, 4. Aufl. — Berlin.

HAECKEL E. (1903): Anthropogenie. Bd. **1**. — Berlin.

HAIDER H. (1953): Materialien zur Geschichte des biogenetischen Grundgesetzes in der Zeit von 1793 bis 1937. — Diss. Univ. Wien.

HERDER J.G. (1784-1791): Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit. — Riga, Leipzig.

HERTWIG O. (1898): Das biogenetische Grundgesetz und die Cenogenese. — Ergebn. Anat. Entw.gesch. **7**.

HURST C.H. (1893): Biological Theories, III. The recapitulation theory. — Natural Sci. **2**: 195-200.

KANT I. (1784/1971): Rezension zu Johann Gottfried HERDER „Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit. — 1. Teil, Riga. KANT Immanuel, Werke **10**, Darmstadt.

KANZ K.T. (Hrsg.) (1993): Einleitung zum Reprint von KIELMEYER Carl Friedrich: Ueber die Verhältniße der organischen Kräfte unter einander in der Reihe der verschiedenen Organisationen, die *Gesetze und Folgen dieser Verhältniße* (Stuttgart 1793). — Marburg.

KEIBEL F. (1898): Das biogenetische Grundgesetz und die Cenogenese. — Ergebn. Anat. Entw.gesch. **7**: 722-792.

KEIBEL F. (1911): HAECKELS biogenetisches Grundgesetz und das ontogenetische Kausalgesetz von Oskar HERTWIG. — Dtsch. Med. Wochenschrift **37**: 169-172.

KLEINSORGE J.A. (1900): Beiträge zur Geschichte der Lehre vom Parallelismus der Individual- und der Gesamtentwicklung. — Diss. Univ. Jena.

KOHLBRUGGE J.H.F (1911): Das biogenetische Grundgesetz. Eine historische Studie. — Zool. Anz. **38**: 447-453.

LESSING G.E. (1780): Die Erziehung des Menschengeschlechts.

MECKEL J.F. (1806): Abhandlung aus der menschlichen und vergleichenden Anatomie und Physiologie. — Halle.

MECKEL J.F. (Hrsg.) (1811): Beiträge zur vergleichenden Anatomie, Bd. **2**, H. 1.

MECKEL J.F. (1815): Handbuch der menschlichen Anatomie, Bd. 1, Allgemeine Anatomie. — Halle, Berlin.

MECKEL J.F. (1821): System der vergleichenden Anatomie. Bd. 1, Allgemeine Anatomie. — Halle.

MORGAN T.H. (1903): Evolution and adaptation. — London.

MÜLLER F. (1864): Für DARWIN. — Leipzig.

OKEN L. (1805a): Abriss des Systems der Biologie. — Göttingen.

OKEN L. (1805b): Die Zeugung. — Göttingen.

OKEN L. (1806): Georg Dietrich von KIESER, Beiträge zur vergleichenden Zoologie, Anatomie und Physiologie, 1. H. — Bamberg, Würzburg.

OKEN L. (1831): Lehrbuch der Naturphilosophie, 2. Aufl. — Jena.

PAMP F. (1955): „Palingenesie" bei Charles BONNET (1720-1793), HERDER und Jean PAUL. — Diss. Univ. Münster.

PETERS S. (1980): Das Biogenetische Grundgesetz - Vorgeschichte und Folgerungen. — Medizinhist. J. **15**: 57-69.

PROSS W. (1994): HERDERS Konzept der organischen Kräfte und die Wirkung der „Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit" auf Carl Friedrich KIELMEYER. — In: KANZ K.T. (Hrsg.): Philosophie des Organischen in der Goethezeit. Studien zu Werk und Wirkung des Naturforschers Carl Friedrich KIELMEYER (1765-1844), Stuttgart, 81-99.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

RADL E. (1909): Geschichte der biologischen Theorien in der Neuzeit. Bd. **2**. — Leipzig.

RAIKOV B.E. (1968): Karl Ernst von BAER (1792-1876). Sein Leben und Werk. — Acta Hist. Leopoldina **5**: 1-516.

SARTON G. (1931): The discovery of the mammalian egg and the foundation of modern embryology. — Isis **16**: 315-330.

SCHELLING F.W.J. (1798): Von der Weltseele, eine Hypothese der höheren Physik zur Erklärung des allgemeinen Organismus. — Hamburg.

SEWERTZOFF A.N. (1931): Morphologische Gesetzmäßigkeiten der Evolution. — Jena.

STÖLZLE R. (1897): Karl Ernst von BAER und seine Weltanschauung. — Regensburg.

WEINDLING P.J. (1991): Darwinism and Social Darwinism in Imperial Germany: The contribution of the cell biologist Oscar HERTWIG (1849-1922). — Forsch. neueren Med. Biol.gesch. **3**, Stuttgart.

WOLFF C.F. (1759): Theoria generationis. — Diss. Univ. Halle.

WOLFF C.F. (1768/69): De formatione intestinorum... embryonis gallinacei... — Novi Commentarii Acad. Sc. Imp. Petropol. Tomus XII-XIII.

WOLFF C.F. (1812): Über die Bildung des Darmkanals im bebrüteten Hühnchen. Übersetzt von J. F. MECKEL. — Halle.

## Anmerkungen

1 Den Terminus „Biogenetisches Grundgesetz" prägte HAECKEL (1872: 230, 471). Zur Geschichte des biogenetischen Grundgesetzes vgl. KOHLBRUGGE (1911: 447-453), HAIDER (1953), PETERS (1980), sowie Anm. 14.

2 „Die Descendenz-Theorie ist ein allgemeines Inductions-Gesetz, welches sich aus der vergleichenden Synthese aller organischen Naturerscheinungen und insbesondere aus der Parallele der phyletischen, biontischen und systematischen Entwickelung mit absoluter Nothwendigkeit ergiebt" (HAECKEL 1866b: 427).

3 Das zweite Hauptgesetz lautet, „daß je näher dem Menschen, auch alle Geschöpfe in der Hauptform mehr oder minder Ähnlichkeit mit ihm haben, und daß die Natur bei der unendlichen Varietät die sie liebet, alle Lebendigen unserer Erde nach Einem Hauptplasma der Organisation gebildet zu haben scheine" (BOLLACHER 1989: 73).

4 Zum „Vorläuferproblem" KIELMEYERS für die DARWINsche Theorie vgl. COLEMAN (1973: 341-350).

5 Deutsche Übersetzung: „Theorie von der Generation" in zwo Abhandlungen erklärt und bewiesen von Caspar Friedrich WOLFF. Berlin 1764. Beide Arbeiten erschienen als Nachdruck, herausgegeben von Robert HERRLINGER HILDESHEIM, 1966. – Im 18. Jahrhundert standen sich zwei Auffassungen bezüglich der Entstehung und Entwicklung der Lebewesen gegenüber: Während nach der Präformationslehre (Charles BONNET) alle Keime bei der Erschaffung der Arten schon vorgebildet waren und die „Entwicklung" (evolutio) des Keimes nur seiner „Auseinanderfaltung", Vergrößerung und Verdichtung diente, stellte Caspar Friedrich WOLFF die Theorie von der Epigenesis auf und bewies, daß sich die Entwicklung eines jeden Organismus durch aufeinanderfolgende Neu- bzw. Hinzubildungen vollzieht. WOLFF begründete mit dieser Lehre die moderne embryologische Forschung.

6 „...Dieser Einwendungen ungeachtet bin ich weit entfernt, die KIELMAYERsche Meinung, daß der menschliche Fötus in seiner Entwicklung Stufen zeige, auf welchen niedere Tiere ihr ganzes Leben hindurch stehen bleiben, bloß für eine scharfsinnige Idee zu halten, da sie durch soviele Tatsachen bestätigt wird" (MECKEL 1806: 293).

7 Als Vorläufer, die den Wert dieser „Gleichung zwischen der Entwicklung des Embryo und der Thierreihe" bereits erkannt hätten, nannte MECKEL (1821: 409) später ARISTOTELES, HARVEY, KIELMEYER, AUTENRIETH, CARLISLE, OKEN, WALTHER, BLUMENBACH, TIEDEMANN, CARUS und BLAINVILLE.

8 Zu den Ergebnissen der embryologischen Forschung vgl. STÖLZLE (1897) und RAIKOV (1968).

9 Seine Polemik bewirkte, daß lange Zeit nichts mehr von der Rekapitulationstheorie zu hören war. Johannes MÜLLER, der die Rekapitulationstheorie MECKELS und OKENS in die 1. Auflage seines Handbuches der Physiologie aufgenommen hatte, strich sie wieder in der 2. Auflage.

10 Zum Mißverständnis des BAERschen Entwicklungsgesetz durch DARWIN vgl. STÖLZLE (1897).

11 BAER (1876: 235-480, 427) protestiert gegen seine Vereinnahmung durch DARWIN und betont, daß die Entwicklung des Individuums nicht mit der Phylogenie verglichen werden kann.

12 C.E. von BAER an Ernst HAECKEL, Dorpat, 29. 12. 1875/10. Jan. 1876, Jena, Ernst-Haeckel-Haus. Ich verdanke den Hinweis auf diesen Brief Frau Dr. KRAUBE, Jena

13 Die Wahl des Begriffes deutet auf die naturphilosophischen Implikationen von HAECKELS „biogenetischem Grundgesetz" hin (vgl. PAMP 1955). BONNET verstand unter Palingenesie einen Prozess, der sich physisch in einer Vollkommenheitsentwicklung in der Stufenfolge des Tierreichs äußert, zugleich aber auch im christlich-eschatologischen Verständnis auf ein ewiges Weiterleben nach dem Tode, auf ein auf die Offenbarung bezogenes Aufsteigen, verweist.

14 MÜLLER (1864: 75f.) nahm an, daß Veränderungen der erwachsenen Tiere während der Evolution auftreten, „indem sie schon auf dem Wege zur elterlichen Form früher oder später abirren, oder indem sie diesen Weg zwar unbeirrt durchlaufen, aber dann statt still zu stehen, noch weiter schreiten...".

15 Vgl. dazu KEIBEL (1911); zu O. HERTWIGS Auseinandersetzung mit dem biogenetischen Grundgesetz vgl. auch WEINDLING (1991).

Anschrift der Verfasserin:
Univ.-Prof. Dr. Irmgard MÜLLER
Ruhr-Universität Bochum
Lehrstuhl für Geschichte der Medizin
Malakowturm
Markstr. 258a
D-44799 Bochum
Deutschland